# 作物缺鐵黃化之形態及生理反應

李國權　林深林　林慧玲　潘惠純
國立中興大學園藝系

## 摘　　要

缺鐵植株之形態變化爲幼葉黃化，生長受到抑制，根伸長停止根尖直徑增加，產生多數之側根及根毛且有轉運細胞的發生。生理方面，雙子葉及部份單子葉植物根表皮細胞可增加氫離子釋放，分泌酚類化合物及增進細胞膜還原能力。經由這類適應機制，植株得以增加鐵之吸收，缺鐵植株地上部可能經由篩管傳達信息至根部產生上述高效鐵利用生理反應。

關鍵字：缺鐵、氫離子幫浦、酚類化合物、轉運細胞

## 緒　　言

缺鐵黃化，雖經多年調查，仍然是世界上許多作物栽培上的嚴重問題。Berger（1962）調查美國主要作物之養分缺乏情況，發現共有11州的果樹經常發生缺鐵。缺鐵之一般症狀是幼葉葉脈之間黃化，而葉脈仍保持綠色，下位葉常不受影響，這由於鐵在植株體內不易移動的緣故。但因作物種類不同，也有相當之變化，如檬果缺鐵之症狀，開始時幼葉轉爲黃綠，生長停止，並自枝端開始落葉，枝條枯死而成爲仙人掌狀（Kadman及Gazit，1984；張氏等1990），葡萄柚在缺鐵情況下，主枝發生流膠（Horesh & Levy，1981）；而百香果缺鐵時，幼葉明顯黃化，但缺鉀時亦能發生缺鐵黃化現象（林氏等1989），這類現象在其他作物也有發生(Hewitt and Bolle-Jones，1953；Bolle-Jones，1955)。

## 影響缺鐵之各種因子

二價鐵離子（$Fe^{2+}$）爲作物主要之吸收形態（草本單子葉植物除外），但在通氣良好土壤中多以$Fe^{3+}$形態存在；因此，植株先要將$Fe^{3+}$溶解，然後將之還原爲$Fe^{2+}$方能由根部吸收。由於$Fe^{2+}$容易氧化，而$Fe^{3+}$極端難溶於水，這兩種特性爲造成缺鐵黃化之根本原因。Korcak（1987）在一篇論著（Review）中例舉各種可能影響缺鐵之因子，主要有下列各項:

1.鐵供應不足。

2.土壤含有碳酸鈣。

3.土壤及灌溉水中含有碳酸氫根（bicarbonate）。

4.灌溉過量及土壤中含水過多，通氣不良。

5.高磷量。

6.高濃度之重金屬。

7.溫度過低或過高。

8.高光度。

9.高硝酸鹽濃度。

10.陽離子比率不平衡。

11.根線虫及其他微生物對根之傷害。

上述各項因子中碳酸氫根（$HCO_3^-$）被認爲是作物缺鐵黃化之主要原因。在土壤含多量之碳酸鈣及水分充沛之情況下 $HCO_3^-$ 產生最多。黃化也最爲嚴重，特稱爲石灰誘導黃化症（limeinduced chlorosis）（Boxma，1972）。關於 $HCO_3^-$ 對作物鐵吸收之影響，研究報告頗多，但其對作物黃化誘導之原因尚未明瞭，研究結果亦多相互抵觸之處。歸納文獻資料，高濃度$HCO_3^-$ 對植株鐵之吸收、運輸及利用之主要影響，可分爲下列各項（Marschner，1986）：

1.土壤中高$HCO_3^{-1}$可提高酸鹼度及緩衝力(buffer)，減少溶解性無機鐵之濃度。

2.中和釋出之氫離子損害氫離子洩流幫浦($H^+$-efflux pump)之功能。

3.減少酚類化合物之釋放。

4.減少細胞膜對 Fe(III) 之還原能力，因而減少根對鐵之吸收及往地上部運輸之能力。

5.高濃度 $HCO_3^-$ 促進有機酸之合成，增加鐵與有機酸結合，隔離（sequestering）在液胞之中。

6.阻礙鐵往地上部之運輸。

7.抑制根之伸長，降低根壓及導管自根部運輸溶質至地上部之能力。

8.抑制鐵運輸至伸展中之葉片，使鐵之分佈不均，引起葉綠體發育之障礙。

## 缺鐵之形態反應:

葉片組織缺鐵之主要反應爲葉綠體發育受到阻礙而發生黃化，利用電子顯微鏡觀察時可見葉綠體內的基粒（grana lamellae）減少或消失，僅見葉綠體基質（stroma lamellae）。Zhou氏等（1984）發現缺鐵蘋果幼苗葉片之葉綠體形成不正常，澱粉粒數目及體積有減少之現象。在許多作物之根部缺鐵可引起外部形態的變化，包括生長停止，根尖直徑增加，根毛增多及根表皮產生轉運細胞（transfer cell）。這種細胞的特徵包括細胞壁往內突起，細胞膜面積因而增加，細胞內含多數粒線體（mitochondria），胞質密度（density）高（Kramer氏等，1980)，這類細胞有高度的活性，爲缺鐵情況下增加鐵吸收之一種機制對於溶質運輸也有重要功用，可能是增加氫離子洩流及酚類化合物釋放之處（Marschner,1986）。當鐵充分供應時，運輸細胞可在一兩天內消失，植株對鐵之吸收，$H^+$之釋放及酚類化合物之分泌，也隨之回復至原來狀態。有假說認爲缺鐵植株之幼葉可能經由生長素傳達信息至根部，誘發轉運細胞之形成（Landsberg,1984）。

## 缺鐵之生理反應

缺鐵生理生化研究，還是最近二十年來的事，但已有實質的進展，然而因作物種類不同而有相當之差異。一般雙子葉及非禾本科單子葉之生理反應，可分爲根部還原能力增加，酚類化合物的累積以及氫離子之釋放等三部分，簡述如下：

(1)根部還原能力之增加:

一般雙子葉植物及一些單子葉植物（禾本科除外），對鐵之吸收有一種控制機制。在缺鐵之情況下，植株根部之還原能力（reducing capacity）增加，Fe(III)於是被還原爲Fe(II)，因Fe(II)爲植物吸收之主要型式，因此根對鐵之吸收及向地上部運送之量增加。Fe(III)之還原部位在根表皮細胞（rhizodermal cell）之細胞膜上。當細胞膜受損時三價鐵之還原量大爲減少。Beinfait氏等（1988）認爲此與細胞膜上的一種還原酵素有關，且認爲植物細胞內有兩種不同的還原系統存在；一種是標準系統（standard system）存在於所有植物細胞，其功能不明，只能還原ferricyanide，與鐵之吸收無關。另一種是快速系統（Turbo system）可以還原多種三價鐵之螯合劑（Chelate），可因缺鐵而被誘導發生。它的功能是產生具生理活性之二價鐵，以供作物吸收，NADPH被認爲是這類快速系統還原酵素（turbo reductase）的電子提供者（electron donor）。$NADP^+$isocitrate dehydrogenase(IDH)，則負責還原$NADP^+$，使細胞膜還原功能繼續不斷的進行。標準系統可因缺鐵而轉變爲快速系統。Tong氏等（1985）以蘋果做試驗發現還原時根部需要氧及光合作用產物之供應，直接說明鐵之吸收是一種消耗能源之過程。

(2)酚類化合物之累積：

許多雙子葉植物在缺鐵之情況下，根部有酚類化合物之累積，並大量釋放到外界溶液中。酚類化合物中如Caffeic acid可十分有效結合及還原Fe(III)，酚類化合物爲木質合成之先驅物（precursor），經由依附在細胞壁上之過氧化物酵素（peroxidase）催化聚合而成爲木質。又木質合成時需要過氧化氫（$H_2O_2$），需由另一種過氧化物酵素經氧化細胞膜上之NADH而來（Mader & Fussl，1982）。在缺鐵植株之根部，過氧化物酵素（含鐵酵素）活性減少，木質及細胞壁之形成受到阻礙，酚類化合物於是累積在根之表層（rhizodermis）及釋放到外界溶液中。過氧化物酵素活性降低，細胞膜表面之NADH及NADPH氧化減少而還原Fe(III)螯合物能力相對增加（Bienfait，1985）。因此，過氧化物酵素（在根之細胞壁內多量存在）間接擔任控制鐵吸收之角色。

(3)氫離子($H^+$)之釋放:

缺鐵植株根部可以高速率釋放氫離子，酸化外界之溶液。木瓜在鐵供應不充分之狀況下，可產生這類典型缺鐵反應（Kannan, 1985）。葡萄根砧 Mizzardet 與 SBB 對缺鐵反應不同，Mizzardet產生許多短側根，但只有在主根的尖端部位有降低根圈pH現象。SBB產生側根較少，但可在主根及新側根周圍同時降低pH。這表示鐵還原及吸收之潛在部位不同（Korcak,1987）。根圈之pH變化，可因氮素來源之不同而有所差異。Korcak氏指出藍莓生長在供應$NH_4^-$N之養液中，根部有降低養液pH之趨勢，但在 $NO_3$-N養液中生

長則無此現象。此由於$NO_3^-N$可鹼化養液，中和根部釋放之氫離子的緣故。上述pH之測定，是將處理後之根部放置在含有酸鹼度指示劑（pH indicator）之半固體洋菜中觀察其色澤之變化。氫離子的釋放與氫離子幫浦有關，這些氫離子幫浦主要是依附細胞膜上的酵素ATPase（$H^+$-ATPase）它釋放氫離子，而造成細胞膜兩側之電化學潛勢梯度（electrochemical potential gradient）之不同，而成爲細胞吸收離子之原動力。細胞膜上之$H^+$-ATPase可因auxin或Fusicoccin（眞菌分泌之毒素）之施用而被促進（Cleland，1982；Ballio氏等，1981）。Mengel及Geurtzen（1988）以indole acetic acid及fusicoccin噴施缺鐵黃化之玉米葉片，發現有綠化之效果。他們認爲IAA或fusicoccin可能促進葉片組織細胞膜之氫離子幫浦之活性，導致葉片細胞膜外（apoplast）pH之降低，因而促進鐵化合物之溶解及吸收。

至於缺鐵植株$H^+$釋放增加之原因，學者認爲這與有機酸之累積有關（Marschner，1986）；缺鐵植株之根及地上部（較不一致），有機酸之累積爲普遍現象，在累積之有機酸中，以蘋果酸（malic acid）及檸檬酸（citric acid）最爲重要。有機酸之增加，可能與三羧酸循環系統（TCA cycle）中含鐵之酵素 aconitase 活性下降有關。學者發現當aconitase活性下降時，PEP carboxylase pathway被活化，因而缺鐵植株葉部及根部二氧化碳之固定增加（Storking，1975），有機酸累積可能就是$H^+$釋放增加之來源（Landsberg，1981）。但最近報告認爲當缺鐵植株根部大量釋放$H^+$之時，aconitase在根部之活性仍爲正常狀態（De Vos 氏等，1986），他們的解釋是$H^+$釋放之增加乃由於蘋果酸及檸檬酸的合成增加，但並非必需伴隨aconitase活性下降。當植株恢復鐵之供應時，有機酸濃度在兩天內下降至正常狀況。

綜合作物對缺鐵之反應，諸如上述之$H^+$釋放；增加細胞膜對Fe(III)的還原，酚類化合物之累積，根表皮層轉運細胞之形成等，對於雙子葉及非禾本科單子葉作物是很重要的機制，稱爲strategy I；至於禾本科作物缺鐵之反應，主要是依靠根部分泌之非合成蛋白質之胺基酸（nonproteinogenic amino acids)，如mugineic acid及avenic acid等，這些胺基酸可以在根圈溶解不溶性的$Fe^{3+}$，形成螯合狀態，這些螯合物很容易被根部吸收利用，此非合成蛋白質之胺基酸特稱爲植物鐵載體（phytosiderophores）。上述strategyI之反應機制對其並無重要性或缺少這類機制的存在，後者稱爲strategy II。

缺鐵高效反應（e-efficiency reaction）之控制

作物對鐵吸收之能力因種類或品種不同而有差異，且由遺傳因子所控制（Weiss，1943），可根據在缺鐵情況下是否產生生化反應而分爲鐵高效(iron-efficient)及非高效(iron-inefficient)反應等兩種（Brown，1978）。雙子葉作物在缺鐵時不能釋放氫離子或者增加還原物質之含量者，被認爲是非高效反應之作物。美國農部研究員Brown氏等（1958），利用黃豆鐵高效品種Hawkeye及鐵非高效品種PI做嫁接試驗，發現根砧爲決定發生高效吸收之所在，在高pH情況下，只有嫁接在高效（Hawkeye）根砧之接穗（Hawkeye或PI），未發生

缺鐵黃化。Bienfait氏等（1987）利用馬鈴薯塊莖作控制試驗；塊莖發芽後去除莖、葉，僅留根部，如此根部在有養分供應下，但無葉片傳遞之信息，測試根部是否可以發生鐵高效之反應。結果發現馬鈴薯塊莖僅留根部而未帶莖葉者與具莖葉之對照相同，均能誘發高效反應，包括根毛及運輸細胞之發生，pH降低及還原能力之增加，說明了根部本身具備鐵高效反應之各種條件。但這並不表示根部是唯一的控制所在。黃化葉片有可能經篩管傳遞某種信息，使根部發生缺鐵之生理及形態反應，也可能只有鐵高效品種之根部能接受這種黃化信息，表現出相對的反應（Bienfait氏等，1987）。

有學者以向日葵為試驗材料，證明缺鐵植株去除葉片後，可以阻止根氫離子之釋放（可能是摘葉後，醣運輸量減少的影響），似乎說明完整的篩管是根部氫離子釋放之必要條件，同時證明地上部對根反應的控制（Bienfait，1988）。再則，Bienfait氏及其共同研究人員利用蓖麻（*Ricinus communis*）測定篩管之含鐵量，發現缺鐵植株與對照相差有18uM之多(缺鐵植株鐵濃度為7uM，對照組25uM）。又豆科作物在缺鐵之介質中，缺鐵反應可因葉面噴施Fe-EDTA而被抑制（Romheld and Marscher，1986）又介質因含鐵量之不同，相對地Turbo reductase活性及氫離子釋放之速率亦因而有顯著之差異。這些資料，說明根部之鐵濃度為影響鐵高效反應之因子，葉片亦可經由篩管而影響根對鐵之吸收。此外，試驗資料顯示，黃豆缺鐵植株篩管液含醣量較對照組高 2 倍（De Vos 氏等，1986），且篩管之醣濃度與Turbo reductase活性及氫離子釋放有密切相關，因此篩管醣含量可能亦為葉片傳遞信息，決定有效吸收之表達，成為影響鐵吸收之控制因子。

## 結　　語

缺鐵之生理研究，許多基本問題，尚待進一步探討。但歷年來試驗方面累積資料，已經應用於作物栽培管理之改進，有助於減輕缺鐵對產量及品質之影響。缺鐵黃化普遍發生在石灰質土壤，根據 Brown 氏 1961 年估計，世界上土地大約有25-30%屬於這類土壤，在這種土壤中形成之碳酸氫根為葡萄（Mengel氏等，1984），蘋果及梨（Boxma，1972）缺鐵黃化之主要因素。過去許多缺鐵生理方面的試驗多以農藝作物為材料，但各項跡象顯示園藝作物，尤其是在果樹反應方面較農藝作物可能更為敏感（Korcak，1987）。但果樹有時因應用實生苗或使用砧木而導致研究結果之混淆。如果配合組織培養技術，應可避免這類的問題。到目前為止，果樹等多年生作物，在缺鐵黃化應用方面尚偏重在耐黃化砧木之選擇；此在葡萄柚及柑桔方面已有相當的調查及進展（Wutscher氏等，1970；Hamze and Nimah，1982）。適當的砧木，配合田間水分管理，肥料種類選擇及螯合劑的施用，都可能減輕缺鐵黃化之發生及影響。

## 參考文獻

1. 林慧玲、傅立香、李國權 1989. 百香果營養失調症狀調查研究。興大園藝14：61-76.
2. 張哲瑋、許玉妹、李國權 1990. 檬果之無機營養及肥培管理。果樹營養與果園土壤管理研討會專集。pp189-204.
3. Ballio, A, M. I. De Michelis, P. Lado, and G. Randazzo 1981. Fusicoccin structure-activity relationships, stimulation of growth by cell enlargement and promotion of seed germination. Physiol. Plant. 52：471-475.
4. Berger, K. C., 1962. Micronutrient deficiencies in the United States. Agric. Food Chem. 10：178-181.
5. Bienfait, H. F., 1985. Regulated redox processes at the plasmalemma of plant root cells and their function in iron uptake. J. Bioenerg. Biomembe. 17：73-83.
6. Bienfait, H. F., L. A. De Weger, and D. Kramer. 1987. Control of development of iron-efficiency reactions in potato as a response to iron deficiency is located in the roots. Plant Physiol. 83：244-247.
7. Bienfait, H. F. 1988. Mechanisms in Fe-efficiency reactions of higher plants. Jour. Pl. Nutr. 11：605-629.
8. Bolle-Jones, E. W. 1955, The interrelationships of iron and potassium in the potato plant. Pl. Soil. 6：129-173.
9. Brown J. C. 1961. Iron chlorosis in plants. Adv. Agron. 13：329-367.
10. Brown J. C. 1978. Mechanism of iron uptake by plants. Plant Cell Environ. 1：249-257.
11. Brown, J. C., R. S. Holmes and L. O. Tiffin. 1958. Iron chlorosis in soybeans as related to the genotype of rootstock. Soil Sci. 86：75-82.
12. Boxma, R. 1972. Bicarbonate as the most important soil factor in lime-induced chlorosis in the Netherlands. Plant Soil 37：233-243.
13. Cleland, R. E. 1982. The mechanism of auxin-induced proton efflux. In "Plant growth substances" (P. F. Wareing, ed.) pp.23-31. Academic Press, London.
14. De Vos, C. R., H. J. Lubberding, and H. F. Bienfait. 1986. Rhizosphere acidification as a response to iron deficiency in bean plant. Plant Physiol. 81：842-846.
15. Hamze, M. and M. Nimah. 1982. Iron content during lime-induced chlorosis with two citrus root stocks. J. Plant Nutr. 5：797-804.
16. Hewitt, E. J. and Bolle-Jones, E. W. 1953. Studies on iron deficiency of crop II. The inter-relationships of iron and potassium in the potato plant. Hort. Sci. 28：185-195.

17. Horesh, I. and Y. Levy. 1981. Response of iron deficient citrus trees to foliar iron sprays with a low-surface-tension surfactant. Sci. Hort. 15 : 227-233.

18. Kadman A, and S. Gazit. 1984. The problem of iron deficiency in mango trees and experiments to cure it. Israel. J. Plant Nutr. 7 : 283-290.

19. Kannan. S. 1985. Fe-deficiency tolerance in papaya ( *Carica papaya* L. ) pH reduction and chlorosis recovery in response to stress. J. Plant Nutr. 8 : 1191-1197.

20. Korcak, R. F. 1987. Iron deficiency chlorosis. Hort. Rev. p. 133-186.

21. Kramer, D, V. Romhels, E. Landsberg, and H. Marschner. 1980. Induction of transfer-cell formation by iron deficiency in root epidermis of *Helianthus annuus* L. Planta 147 : 335-339.

22. Landsberg, G. F. 1984. Regulation of iron-stress response by whole-plant activity. J. Plant. Nutr. 7 : 609-621.

23. Landsberg, E. C. 1981. Organic acid synthesis and release of hydrogen ions in response to Fe deficiency stress of mono-and dicotylendonous plant species. J. Plant. Nutr. 3 : 579-591.

24. Mader, M. and Fussl, R. 1982. Role of peroxidase in lignification of tobacco cells. II. Regulation by phenolic compounds. Plant Physiol. 70 : 1132-1134.

25. Marschner, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press. London.

26. Mengel, K. and G. Geurtzen. 1988. Relationship between iron chlorosis and alkalinity in *Zea mays.* Physiol. Plant. 72 : 460-465.

27. Mengel, K. M., TH. Breininger, and W. Bubl. 1984. Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soil.Plant Soil 81 : 333-344.

28. Romheld, V. and H. Marschner. 1986. Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. Adv. Plant Nutr. 2 : 155-204.

29. Stocking C. R. 1975. Iron deficiency and the structure and physiology of maize chloroplasts. Plant Physiol. 55 : 626-631.

30. Tong, Y. A., F. Fan, R. F. Korcak, and M. Faust. 1985. Iron reduction by apple roots. J. Plant Nutr. 8 : 629-644.

31. Tong, Y. A., F. Fan, R. F. Korcak, R. L. Chaney and M. Faust. 1986. Effect of micronutrients, phosphorus and chelator to iron ratio on growth, chlorosis and nutrition of apple seedling. J. Plant Nutr. 9 : 23-41.

32. Varanini, Z. and A. Maggioni. 1982. Iron reduction and uptake by grape-vine roots. J. Plant Nutr. 5 : 521-529.

33. Weiss, M. G. 1943. Inheritance and physiology of eff iciency in iron utilization in soybeans. Genetics 28 : 253-268.

34. Wutscher, H. K., E. O. Olsen, A. V. Shuli, and A. Plynado. 1970. Leaf nutrient levels, Chlorosis, and growth of young grape fruit trees on 16 rootstock grown on calcareous soil. J. Am. Soc. Hort. Sci. 95 : 259-261.

35. Zhou, Zheng-Qing and L. Chang-Zhen. 1982. Studies on the application of ferrous sulfate for controlling chlorosis of apple tree on calcareous soils. J. Plant Nutr. 5 : 883-896.

36. Zhou, H. J., R. F. Korcak, W. P. Wergin, F. Fan, and M. Faust 1984. Cellular ultrastructure and net photosynthesis of apple seedlings under iron stress. J. Plant Nutr. 7 : 911-928.

# Morphological and Physiological Responses to Iron Deficiency in Crops

Kuo-Chuan Lee, Shen-Lin Lin, Huey-Ling Lin and Hwey-Chen Pan
Dept. of Horticultue, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC

## ABSTRACT

Iron-deficient plants manifested a number of common morphological changes include growth. inhibition, chlorosis of young leaves, arrest of root elongation, enlargement of the diameter of root tips, radical increase in the number of lateral roots and root hairs and the formation of transfer cells.

Physiologically, in the rhizodermal cells of dicotyledons and some monocotyledons, a sharp upsurge of proton release and of phenolic compounds secretion were evident. The reducing capacity of plasmalemma was also found to be strengthened.

These coping measures adopted by the affected plants for the enhancement of iron absorption are highly effective physiological responses that seems triggered by the distress signals conveyed to the roots from the above-ground portion by way of the phloems.

Key Words : Iron deficiency、proton pump、phenolic compounds、transfer cell.